

## **La croissance des rameaux d'une plante ligneuse de mangrove : *Laguncularia racemosa* Gaertn. (*Combretaceae*)**

A. DIALLO, K. SIDIBE, B. KOUROUMA & B. VASSILIEV

**Résumé :** Etude quantitative de la morphogenèse des pousses annuelles de *Laguncularia racemosa* Gaertn.

**Summary :** The morphogenesis of the annual shoots of *Laguncularia racemosa* Gaertn. is studied.

*A. Diallo, K. Sidibe et B. Kourouma, Laboratoire de Botanique, Université de Conakry, Guinée.  
B. Vassiliev, Laboratoire des plantes supérieures, Université de Saint-Petersbourg, Russie.*

La mangrove est une formation végétale très spécialisée par sa localisation dans les zones littorales intertropicales et par sa composition floristique très pauvre et particulière. Des sols fortement humides et salés en font une zone aux conditions édaphiques difficiles pour des êtres vivants. L'étude de l'adaptation des plantes à ces conditions exceptionnelles est intéressante, aussi bien sur le plan de la botanique appliquée que sur celui de la botanique théorique : elle permet d'établir les caractères d'adaptation à ce milieu, caractères pouvant servir de guide aux sélectionneurs, et de définir l'une des directions spécifiques de l'évolution adaptative des Angiospermes.

L'adaptation des êtres vivants est un processus de l'évolution ontogénique et donc doit être conçue à travers les phénomènes de croissance et de morphogenèse. L'unité de croissance des plantes supérieures étant la pousse annuelle, le métamère, formé d'une feuille et de l'entre-nœud qui la porte, représente l'unité structurale et temporelle de cette pousse. Les caractères de développement de ces métamères déterminent la structure et le rythme de formation de la pousse et par conséquent la forme biologique de la plante, sa tolérance au milieu, sa productivité et sa plus ou moins grande précocité.

Sur ces bases, la structure anatomique et morphologique, la vitesse et la durée de croissance, le plastochrone, les phases et les particularités de la morphogenèse des métamères ont été étudiés dans une plante typique de la mangrove, *Laguncularia racemosa* Gaertn. (*Combretaceae*).

### **I. MATÉRIEL ET MÉTHODES**

*Laguncularia racemosa* est un petit arbre de la mangrove occidentale africaine, du Sénégal à l'Angola ; on le rencontre aussi sur la côte atlantique de l'Amérique tropicale (AUBRÉVILLE, 1950). Ses feuilles sont simples, opposées, glabres et coriaces. Le limbe, obové à elliptique, est

arrondi aux deux extrémités. Le pétiole est épais et muni à son sommet de deux glandes plus ou moins nettes. Les fleurs sont groupées en panicules terminales un peu ramifiées.

Des observations morphologiques et des mesures de la croissance en longueur ont été réalisées pour les feuilles successives de pousses de *Laguncularia*, à des intervalles de 7 jours. L'étude s'est déroulée de décembre 1985 à juin 1986 aux environs de Conakry.

Le matériel, fixé, a ensuite été coupé à main levée aux différentes phases du développement des métamères. Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un micromètre oculaire et les dessins réalisés avec une chambre claire RA-7.

Comme modèle mathématique de croissance, nous avons utilisé la fonction logistique de VERHULST :

$$y = \frac{A}{1 + \exp \{a + b.t\}}$$

avec :  $y$  = longueur de la feuille,  $t$  = son âge en jours,  $A$  = sa longueur finale,  $a$  et  $b$ , des paramètres de lissage.

Les données expérimentales ont été lissées par la méthode du maximum de vraisemblance à l'aide d'un micro-ordinateur, ce qui nous a fourni les valeurs de  $A$ ,  $a$  et  $b$ . En utilisant les formules données par VASSILIEV et al. (1974) et par DEBOUCHE (1978), nous avons ensuite calculé  $T$  (= âge au point d'inflexion de la courbe de croissance, c'est-à-dire instant de la plus grande vitesse de croissance) comme égal à  $a/|b|$  et  $V$  (= vitesse maximale de croissance) comme  $0,25 A \cdot |b|$ . Nous définissons, de façon arbitraire, une durée de croissance  $D$  comme égale à  $2.T$ .

Par exemple, la longueur de la feuille 24 de la pousse 3, lissée par l'équation

$$y = \frac{113,35}{1 + \exp (9,767 - 0,112t)}$$

donne les valeurs :

$$\begin{aligned} T &= 9,767/0,112 = 87,205 \\ V &= 0,25 \times 113,35 \times 0,112 = 3,174 \\ D &= 87,25 \times 2 = 174,5 \end{aligned}$$

## II. RÉSULTATS

### A. — Croissance des feuilles

L'analyse des pousses de croissance successives sur une même pousse annuelle nous montre que les feuilles opposées d'un même nœud ont pratiquement les mêmes cinétiques de croissance, alors que la croissance de ces paires de feuilles successives ont la même allure mais avec des paramètres variables.

La longueur finale des feuilles adultes d'une pousse varie entre 50 et 120 mm. Le plastochrone, très long, varie entre 20 et 50 jours. Cette lenteur permet de l'observer directement en suivant le développement des rameaux choisis. La vitesse maximale de croissance d'une feuille est faible et s'étend souvent de 1 à 4 mm par jour.

Une pousse annuelle s'accroît continuellement mais de façon irrégulière. Pendant la saison sèche (Décembre-Février) le plastochrone et la durée de croissance augmentent, tandis que la vitesse maximale de croissance et les dimensions adultes des feuilles formées en cette période diminuent. A partir de Mai, le plastochrone et la durée de croissance diminuent alors que la vitesse de croissance et les dimensions adultes des feuilles augmentent. Il y a donc des corrélations positives entre le plastochrone et la durée de croissance d'une feuille, d'une part, et d'autre part, les dimensions adultes de la feuille et sa durée de croissance. Par contre, la vitesse maximale de croissance et la durée de croissance sont en corrélation négative.

En comparant des feuilles de pousses différentes, on constate que leurs dimensions adultes diffèrent légèrement selon les pousses et les arbres étudiés. Cependant leur mode de croissance, le plastochrone et son rythme de variation, la vitesse maximale et la durée de croissance, la durée de vie sont bien analogues et ont les mêmes relations. Ces observations permettent d'affirmer que les pousses annuelles sont identiques par rapport à leur morphologie et leur mode de croissance.

Une comparaison a été faite avec la croissance des pousses de deux autres espèces d'arbres de mangrove : *Rhizophora mangle* L. et *Avicennia nitida* P. Beauv. Chez *Rhizophora*, la pousse s'accroît régulièrement sans interruption et sans changement sensible de la dimension adulte des feuilles ni du plastochrone. Cette régularité correspond à la position axillaire des bourgeons floraux et à une bonne protection du bourgeon terminal par des stipules en étui. La longueur adulte des feuilles est de 80 à 150 mm (tableau 1) ; le plastochrone observé est grand, durant de 40 à 60 jours. La vitesse maximale de croissance est relativement faible (1,5 à 3,5 mm par jour) et rappelle celle de *Laguncularia*. La durée de croissance d'une feuille est très longue (170 jours environ) et sa durée de vie atteint un an (360 jours).

TABLEAU 1 : Paramètres de croissance (A = longueur finale de la feuille, 2 T = durée conventionnelle de la croissance, V = vitesse maximale de croissance). Explications dans le texte.

Nom de l'espèce	N° de la pousse	N° de la feuille	A	2 T	V
<i>Laguncularia racemosa</i>	1	15	55	142.7	1.03
	2	10	96	154.0	3.08
	3	22	66	143.5	1.09
		23	90	160.8	2.22
		24	115	163.9	3.03
		25	120	161.4	2.72
		26	85	161.2	4.13
<i>Avicennia nitida</i>	1	13	108	161.6	3.22
	2	17	100	160.0	3.55
	3	18	100	141.1	6.04
<i>Rhizophora mangle</i>	1	7	82	171.1	1.51
	2	15	144	172.6	2.19
	3	37	150	171.3	3.47

Chez *Avicennia* la pousse a une croissance irrégulière, les dimensions adultes des feuilles diminuent fortement de la base au sommet d'une pousse annuelle (de 130 à 20 mm); cette variation est à mettre en parallèle avec la formation d'une inflorescence terminale (croissance sympodiale et non monopodiale). Le plastochrone observé est pratiquement constant, d'environ 40 jours. La vitesse maximale de croissance est comparativement faible et analogue à celle des deux autres espèces. La durée de croissance est de 140 à 160 jours et les feuilles tombent généralement après une année de vie.

### B. — Morphogenèse d'un métamère de *Laguncularia racemosa*

Les ébauches de la paire de feuilles opposées apparaissent au sommet de la pousse quand les feuilles précédentes atteignent 100  $\mu\text{m}$  de longueur. Ces primordiums cylindriques s'accroissent d'abord verticalement, jusqu'à une longueur de 0,5 mm environ. A partir de cet instant, des méristèmes submarginiaux se forment et leur multiplication aboutit à la formation du limbe foliaire. Les divisions cellulaires sont plus intenses à la face inférieure qu'à la face supérieure et le limbe s'enroule de telle façon qu'il paraît involuté. Dès ce stade, la proportion entre longueur et largeur du limbe est déterminée et ne subit plus de fluctuation importante au cours des phases successives de croissance.

Le limbe comprend initialement 5 à 6 couches de mésophylle et ce nombre augmente jusqu'à atteindre 12 ou 13 quand la feuille atteint 20 à 25 % de sa longueur finale. La différenciation du mésophylle est manifeste très tôt et le tissu palissadique est reconnaissable quand la feuille n'a que 10 % de sa longueur finale. Des divisions péricleinales ne se produisent qu'au niveau des tissus lacuneux et aquifères et cessent dès que la feuille a 20 % de sa taille finale. Par contre les divisions anticlineales s'observent pendant toute la phase de croissance du limbe, au niveau du tissu palissadique. Ces mécanismes entraînent une constance de l'épaisseur de ce tissu, à 8-10  $\mu\text{m}$ . Dans l'intervalle de temps allant de 10 à 80 % de la longueur finale de la feuille, les cellules palissadiques et aquifères augmentent en hauteur de 10  $\mu\text{m}$  environ, jusqu'à avoir une taille de 50 à 60  $\mu\text{m}$ . Au cours de la croissance de la feuille, l'épaisseur totale du limbe augmente de 70  $\mu\text{m}$  au moment de l'apparition des méristèmes marginaux jusqu'à 400  $\mu\text{m}$  à l'âge adulte. Au niveau de l'épiderme, les divisions anticlineales prédominent jusqu'à 10 % de la longueur maximale du limbe. Les premiers stomates apparaissent d'abord à la face inférieure quand la feuille s'approche du tiers de ses dimensions définitives. Les jeunes stomates ont de 20 à 22  $\mu\text{m}$  de long à leur apparition et leur taille se stabilise à 30 à 35  $\mu\text{m}$  quand la feuille atteint les trois-quarts de sa longueur finale. Par ailleurs la vitesse maximale de formation des stomates, dans l'épiderme inférieur et supérieur, correspond à la phase d'étalement du limbe, au moment où il a entre 40 et 50 % de sa longueur finale. Cette phase de différenciation correspond avec l'ouverture des bourgeons et à une augmentation de l'intensité de la respiration, de la transpiration et de la photosynthèse. A partir d'un stade où la longueur de la feuille est environ la moitié de sa longueur finale, le nombre de stomates reste stable, ce qui entraîne que leur densité par unité de surface diminue.

La forme et la dimension des cellules des épidermes inférieurs et supérieurs sont semblables, bien que le nombre de stomates soit plus élevé à la face supérieure. Ce caractère d'adaptation aux successions d'émersions et de submersions est bien connu chez les plantes à feuilles flottantes. Il existe une pubescence temporaire, apparaissant très tôt au cours de la croissance et disparaissant quand la feuille atteint les trois-quarts de sa taille finale.

Les faisceaux de procambium de la nervure principale se montrent dès que la feuille atteint 5 % de sa taille finale et la distance moyenne entre les faisceaux du limbe évolue au cours de la croissance, de 50 à 200  $\mu\text{m}$ .

L'entre-nœud sous-jacent se développe pendant le même temps que la feuille. Un anneau de procambium y est bien visible quand la feuille a seulement 2 % de sa longueur finale. La différenciation du tissu conducteur primaire est en corrélation directe avec celle des tissus palissadiques et lacuneux du limbe ; elle se manifeste quand la feuille atteint 10 % de sa longueur finale et se termine quand la feuille a 40 % de cette longueur, au moment où le limbe commence à s'étaler. A partir de ce moment le cambium apparaît et conduit, en se développant, à la formation des tissus secondaires. Il fonctionne rythmiquement et cette périodicité se traduit par une stratification du phloème secondaire : à chaque entre-nœud, du sommet vers la base du rameau, une strate nouvelle apparaît, ce qui permet d'estimer l'âge de cet entre-nœud. Le périderme se manifeste précocement dans l'entre-nœud, quand la feuille atteint les trois-quarts de sa taille finale.

Ces phases de développement, leur succession et leurs durées relatives, ne sont pas en désaccord avec ce qui a été décrit par MAKSYMOWYCH (1973) pour des espèces herbacées tempérées.

### C. — Structure d'un métamère adulte

La surface de la feuille adulte varie de 30 à 40  $\text{cm}^2$ , la longueur du pétiole est de 15 à 20 mm et les entre-nœuds mesurent de 50 à 100 mm de long. Le mésophylle du limbe, de 300 à 400  $\mu\text{m}$  d'épaisseur, est compact bien que formé de tissus palissadique, lacuneux et aquifère. Le tissu palissadique comprend deux assises de cellules, chaque cellule ayant 15  $\mu\text{m}$  de long sur 2  $\mu\text{m}$  de diamètre. Le tissu lacuneux est formé de 3 ou 4 assises sans méats, et le tissu aquifère de 6 à 7 couches de cellules qui occupent la région médiane du mésophylle. Ces cellules incolores à parois minces mesurent 15  $\mu\text{m}$  de hauteur.

L'épiderme est formé de petites cellules rectangulaires à parois minces et compte environ 3.600 cellules au mm. La feuille est amphistomatique et le nombre de stomates est faible à la face inférieure (80 stomates au mm). La densité de la nervation est assez grande et correspond à 1.000 mm d'éléments de vaisseaux par  $\text{cm}^2$  du limbe.

## III. CONCLUSION

Cette étude de la croissance d'une plante ligneuse de mangrove permet d'affirmer les conclusions suivantes :

1. — Les feuilles sont relativement petites et leur vitesse maximale de croissance est faible. Cependant le plastochrone observé, la durée de croissance et la durée de vie d'une feuille sont grands. Ces caractères communs aux espèces de la mangrove étudiée (*Laguncularia*, *Rhizophora* et *Avicennia*) sont probablement des caractères adaptatifs aux conditions de la salinité élevée. Ils sont peut-être à mettre en relation avec la crassulescence de ces espèces (SCHNELL, 1971).

2. — La pousse annuelle s'accroît continuellement, mais de façon irrégulière. En saison sèche, le plastochrone et la durée de croissance des feuilles qui y sont initiées augmentent alors que la vitesse maximale de croissance et les dimensions finales de ces feuilles diminuent.

3. — La morphogenèse est très lente, mais les phases de développement sont identiques à celles connues dans les plantes des pays tempérés :

- le tissu palissadique et le xylème primaire se différencient tôt, quand la feuille atteint 10 % de sa longueur finale ;
- les divisions périclinales cessent dans le limbe lorsque la feuille atteint 20 % de sa longueur finale, tandis que les divisions anticlinales s'observent tout au long de la croissance ;
- les stomates apparaissent d'abord à la face inférieure et la vitesse maximale de leur formation correspond à la phase d'étalement du limbe ;
- un cambium fonctionnant rythmiquement apparaît dans l'entre-nœud quand la feuille atteint 40 % de sa longueur finale ;
- un périderme se forme précocement au cours de la croissance du métamère, lorsque la feuille a environ les trois-quarts de sa longueur définitive.

#### BIBLIOGRAPHIE CITÉE

- AUBRÉVILLE, A., 1950. — Flore forestière soudano-guinéenne. *Société d'édition géographique maritime coloniale*, Paris.
- DEBOUCHE, C., 1979. — Présentation coordonnée de différents modèles de croissance. *Rev. Stat. appl.* 27 : 5-22.
- MAKSYMOWYCH, R., 1973. — *Analysis of leaf development*. Cambridge University Press, Cambridge, G.B.
- SCHNELL, R., 1971. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Gauthier-Villars, Paris.
- VASSILIEV, B. R., ZVONTSOVA, N. A. & SCHMIDT, V. M., 1974. — Analyse mathématique de la croissance des feuilles de *Nicotiana rusticana* et de *Zea mays*. *Bot. Zhourn.* 59 (5) : 655-659 (en langue russe).